Revue suisse Zool.	Tome 86	Fasc. 1	p. 23-36	Genève, mars 1979

Etude de la torpeur chez *Suncus etruscus* (Savi, 1822) (Soricidae, Insectivora) en captivité [1]

par

H. FREY et P. VOGEL

Avec 5 figures

Abstract

Studies of the torpor in *Suncus etruscus* (Savi, 1822) (Soricidae, Insectivora) in captivity.—Some aspects of torpor have been studied among captive *Suncus etruscus* by recording the nest temperature. Torpors show a circadian pattern and occur spontaneously or can be induced by food shortage. Body temperature can be controlled during torpor, remaining relatively high at low ambiant temperatures. At 20° C, spontaneous torpors seem to be less deep than induced torpors, but both show similar patterns at 5-8° C. Spontaneous torpors begin between 01^{00} and 06^{00}, whereas the onset of diet induced torpors seems to depend also on food exhausting. The rates of activity *(A)* and of torpor *(T)* show under constant conditions a daily variability. Increase of *T* is linked with a decrease of *A* and the relationship could agree with $A\,(\%) = Ao\left(1-\frac{T}{100}\right)$, where *Ao* is the daily rate of activity when $T = 0$. Occurrence of torpor among other Soricidae, possible occurrence among free living *Suncus etruscus* and energy saving are discussed.

INTRODUCTION

La torpeur est définie, selon Swan (1974) et Bligh & Johnson (1973) comme un état de sensibilité et d'activité réduites, lié à une diminution du métabolisme et un abaissement de la température corporelle. Ce phénomène, de caractère réversible, a été

[1] Etude réalisée à l'aide d'un crédit du Fonds national pour la Recherche scientifique, nº 3-413-0.74.

particulièrement étudié chez les Chiroptères et les Rongeurs (voir HENSHAW 1970 et FISHER *et al.* 1967, pour une synthèse des problèmes). Chez les Insectivores, divers types de torpeurs ont été décrits, en particulier chez les Tenrecidés et les Erinacéidés, les premiers étant, selon SAINT-GIRONS *et al.* (1969), des homéothermes imparfaits, les seconds comprenant de vrais hibernants. Chez les Soricidés, qui sont connus pour leur métabolisme particulièrement élevé (MORRISON & PEARSON 1946), la capacité d'entrer en torpeur a d'abord été exclue (MORRISON *et al.* 1959, GEBCZYNSKI 1971), mais des investigations plus récentes (VOGEL 1974) ont démontré qu'une telle généralisation n'est pas possible. En effet, des torpeurs d'une durée maximale de 7 h. ont été obtenues expérimentalement chez *Suncus etruscus* par diminution ou suppression de la nourriture.

Suncus etruscus est caractérisé par une taille extrêmement réduite et se trouve en conséquence confronté à des problèmes de métabolisme énergétique spéciaux. Dès lors, l'existence de torpeurs chez cette espèce revêt un intérêt particulier et mérite des investigations plus poussées.

Le but de la présente étude est de préciser quelques caractéristiques de la torpeur chez *Suncus etruscus*, entre autres les conditions dans lesquelles elle apparaît ainsi que certains facteurs du milieu gouvernant son déclenchement et sa durée.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les animaux provenaient d'un élevage créé à partir d'individus capturés pour la plupart en Camargue (France) en 1974. Ils étaient maintenus seuls ou en couples dans des terrariums (50 × 30 × 30 cm), au fond recouvert de terre et de litière. Ils disposaient de briques creuses ainsi que d'un bloc de plâtre (25 × 20 × 5 cm), dans lequel avait été aménagé un réseau de galeries selon la méthode de FONS (1973, 1974). La nourriture était constituée de vers de farine, grillons et pupes de mouches. La température du local d'élevage se situait entre 18 et 22° C tout au long de l'année.

Les individus choisis pour les expériences disposaient chacun d'un terrarium et d'un bloc de plâtre semblables à ceux décrits ci-dessus, la litière et les briques faisant par contre défaut. La nourriture se composait exclusivement de vers de farine, les animaux étant nourris chaque jour à heure fixe. De l'eau était disponible en permanence. La photopériode avait une durée constante (05^{30} à 20^{00}) pour les essais effectués aux températures ambiantes avoisinant 20° C; elle était par contre soumise aux variations naturelles pour les essais effectués à d'autres températures (0-15° C et 25-30° C). Chaque individu était placé dans des conditions expérimentales constantes au minimum 7 jours avant le début d'une série de mesures et pendant toute la durée de celles-ci (gén. 4 à 6 jours).

La température à l'intérieur du nid était mesurée selon la méthode utilisée par VOGEL (1974), à l'aide d'une résistance NTC et d'un enregistreur à 1 voie. L'allure de la courbe ainsi enregistrée permet de distinguer (voir VOGEL 1974): animal absent du nid, animal présent au nid (repos normothermique) et animal en torpeur. L'observation directe ayant montré que l'animal ne se repose que rarement en dehors du nid et pendant un temps très court, on peut admettre que toute absence du nid correspond à une période d'activité. La durée de chaque période d'activité, repos ou torpeur a été mesurée sur les enregistrements obtenus, permettant de calculer les taux horaires ou journaliers d'activité, de repos et de torpeur, exprimés en minutes ou en pourcent du temps.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

1. Type de torpeur et domaine d'existence

Torpeur spontanée

Parmi 7 individus nourris *ad libitum*, 4 (2 ♀, 2 ♂) ont montré des torpeurs de durée variable se répétant journalièrement pendant toute la durée de l'expérience (plusieurs semaines). Cette capacité a été constatée aussi bien à 5° C (1 ♀, 1 ♂) qu'à 20° C (1 ♀, 1 ♂). Aucune relation n'ayant pu être établie au cours des expériences avec un facteur du milieu, ce type de torpeur journalière peut donc être qualifié de spontané, son apparition dépendant probablement d'une disposition individuelle.

Torpeur induite

Chez des individus nourris *ad libitum* et ne présentant pas de torpeur spontanée, la suppression de la nourriture pendant une journée a chaque fois conduit (n = 52) à l'apparition d'un état de torpeur, situé généralement le lendemain matin (soit après 17 à 24 h. de jeûne). Le jeûne n'a cependant jamais été poursuivi, des observations fortuites ayant montré que les animaux meurent généralement de faim en l'espace d'environ 48 h.

D'autre part, l'application d'une diète (quantité journalière de nourriture inférieure à la quantité ingérée par l'individu nourri *ad libitum*) a permis d'induire chez les 7 individus testés (3 ♀, 4 ♂) des torpeurs apparaissant le lendemain du début de la diète et se répétant presque quotidiennement pendant toute la durée de celle-ci (plusieurs individus de l'élevage ont vécu de cette façon pendant plus d'un an).

Dans les deux cas, il s'agit de torpeurs induites par un manque de nourriture et présentant, dans le cas de l'application d'une diète, un caractère nettement journalier. Ce type de torpeur a pu être induit chez tous les individus étudiés (environ 50), indépendamment du sexe et de l'âge (entre 1 et plus de 18 mois), ainsi que dans tout le domaine de températures ambiantes testé, soit de 2,5° C à 28° C.

Trois cas ont été observés où des parents et leurs jeunes (âgés de 8, 16 et 18 jours resp.) se trouvaient simultanément dans un état de torpeur à une température ambiante de 20° C. Les jeunes *Suncus etruscus* sont des nidicoles de très petite taille (Vogel 1970; Fons 1973) et il est connu que la thermorégulation de tels animaux devient inefficace à des températures ambiantes de peu inférieures à celle régnant au nid en présence des parents (voir Hull 1973 pour une discussion du problème). Il est donc probable que les jeunes *Suncus etruscus* observés se trouvaient en fait dans un état d'hypothermie passive due à un abaissement de la température du nid (résultant de l'abaissement de la température corporelle des parents).

2. Caractéristiques des torpeurs induites et spontanées

Torpeurs induites

Les 4 individus mesurés ont fourni 108 torpeurs de 22 à 999 minutes, réparties sur 57 jours. La figure 1 en montre quelques exemples. On peut distinguer dans les torpeurs typiques trois phases successives:

a) phase de refroidissement: la torpeur débute par le refroidissement de l'animal, entraînant l'abaissement de la température corporelle *(Tc)* ainsi que celui

de la température du nid *(Tn)*. La courbe enregistrée tend asymptotiquement vers l'horizontale, rendant difficile une délimitation nette entre cette phase et la suivante. Il a cependant été possible d'estimer qu'après environ 170 min. à 8° C (n=8) et 100 min. à 20° C (n=53), le refroidissement est achevé.

b) phase d'équilibre: pendant cette période de durée très variable suivant les conditions expérimentales (0 à 872 min.), *Tn* est en équilibre avec la température ambiante *(Ta)* et en suit les légères variations. L'étude de la température rectale d'ani-

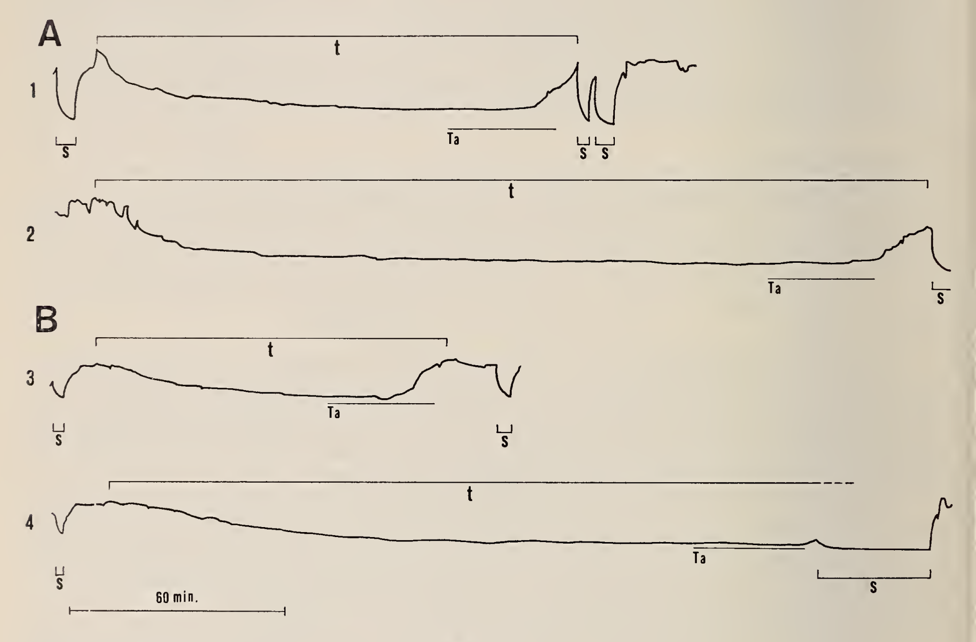


FIG. 1.

Quelques exemples de l'évolution de la température du nid au cours des torpeurs induites.
A: Ta = 8° C. *B:* Ta = 20° C.
1) ♂ 42, 27.2.76 2) ♂ 42, 29.2.76 3) ♀ 46, 8.7.76 4) ♀ 46, 10.7.76.
s: animal hors du nid. *t:* animal en torpeur.

maux en torpeur (Frey, en prép.) montre qu'aux températures ambiantes voisines de 20° C, la température corporelle *Tc* se stabilise à une valeur proche de *Ta* (*Tc*−*Ta* = 1 à 2° C). A basse température par contre (8° C), *Tc* se stabilise nettement au-dessus de *Ta* (*Tc*−*Ta* = 4 à 6° C). L'animal en torpeur est donc en mesure d'exercer un contrôle sur sa température corporelle et de la maintenir au-dessus d'une certaine limite, vraisemblablement en ajustant son métabolisme à un certain niveau.

c) phase de réchauffement: l'animal élève sa température corporelle pour atteindre un état normothermique. Dans 29% des cas à 20° C, l'animal est sorti du nid en torpeur et son réchauffement a eu lieu entièrement à l'extérieur. Dans 50% des cas à 8° C et 64% à 20° C, l'animal est sorti du nid après avoir amorcé son réchauffement. Enfin, dans 50% des cas à 8° C et 7% à 20° C, l'animal a terminé son réchauffement sans être sorti du nid, *Tn* atteignant une valeur comparable à celles enregistrées au cours

des repos normothermiques. Il a été possible dans ce cas de mesurer la durée de la phase de réchauffement, valant environ 25 min. à 8° C (n=8) et 14 min. à 20° C (n=4).

L'observation d'animaux en torpeur a montré qu'à des *Ta* basses, l'engourdissement est très prononcé, ce qui explique qu'ils ne sortent du nid que lorsque le réchauffement est au moins amorcé. D'autre part, la plus grande durée de réchauffement à 8° C est certainement due au plus grand écart de température corporelle à franchir ainsi qu'au plus fort gradient thermique entre l'animal et le milieu.

Torpeurs spontanées

Les 3 individus mesurés (1 ♀ à 20° C, 1 ♀ et 1 ♂ à 5° C) ont fourni 26 torpeurs de 27 à 600 minutes, réparties sur 19 jours. La figure 2 en montre quelques exemples.

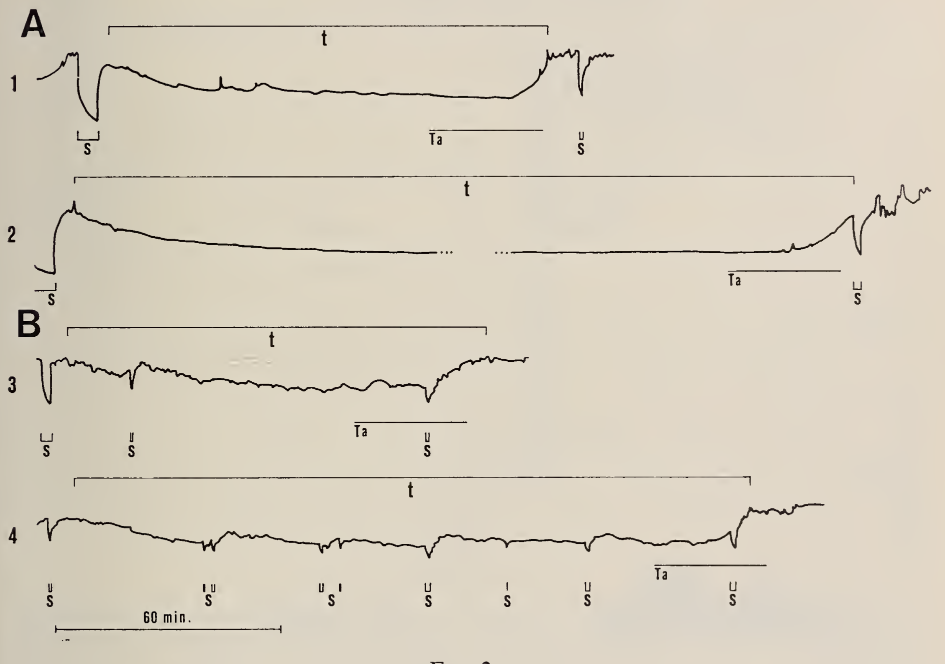


Fig. 2.

Quelques exemples de l'évolution de la température du nid au cours des torpeurs spontanées.
A : Ta = 4-5° C. *B :* Ta = 20° C.
1) ♀ 40, 5.2.76 2) ♀ 40, 7.2.76 (durée totale de la torpeur 479 min.)
3) ♀ 54, 19.10.76 4) ♀ 54, 23.10.76.
s : animal hors du nid. *t :* animal en torpeur.

A 5° C, les torpeurs spontanées sont très semblables aux torpeurs induites à 8° C. Pendant la phase d'équilibre, *Tc* se situe aussi nettement au-dessus de *Ta*. L'animal est sorti du nid après réchauffement complet dans 77% des cas et après avoir amorcé son réchauffement dans 23% des cas.

A 20° C par contre, les torpeurs sont caractérisées par une agitation continuelle de l'animal dans son nid (même pendant la phase d'équilibre) et par de brèves mais fréquentes absences du nid. Celles-ci sont parfois liées à un réchauffement partiel de

l'animal, conduisant dans plusieurs cas à un découpage de la phase de torpeur en petites torpeurs successives. La température du nid pendant la phase d'équilibre se situe à environ 4° C au-dessus de *Ta*. Ces caractéristiques donnent l'impression qu'il s'agit d'une torpeur moins « profonde » que les torpeurs induites à même *Ta*. Il n'est cependant pas possible de dire si la température corporelle relativement élevée est le résultat d'un contrôle direct de l'animal, ou si elle n'est que la conséquence de son agitation continuelle. De plus, les données sur ce type de torpeur ne proviennent que d'une seule femelle et il n'est pas exclu qu'il s'agisse d'une particularité individuelle.

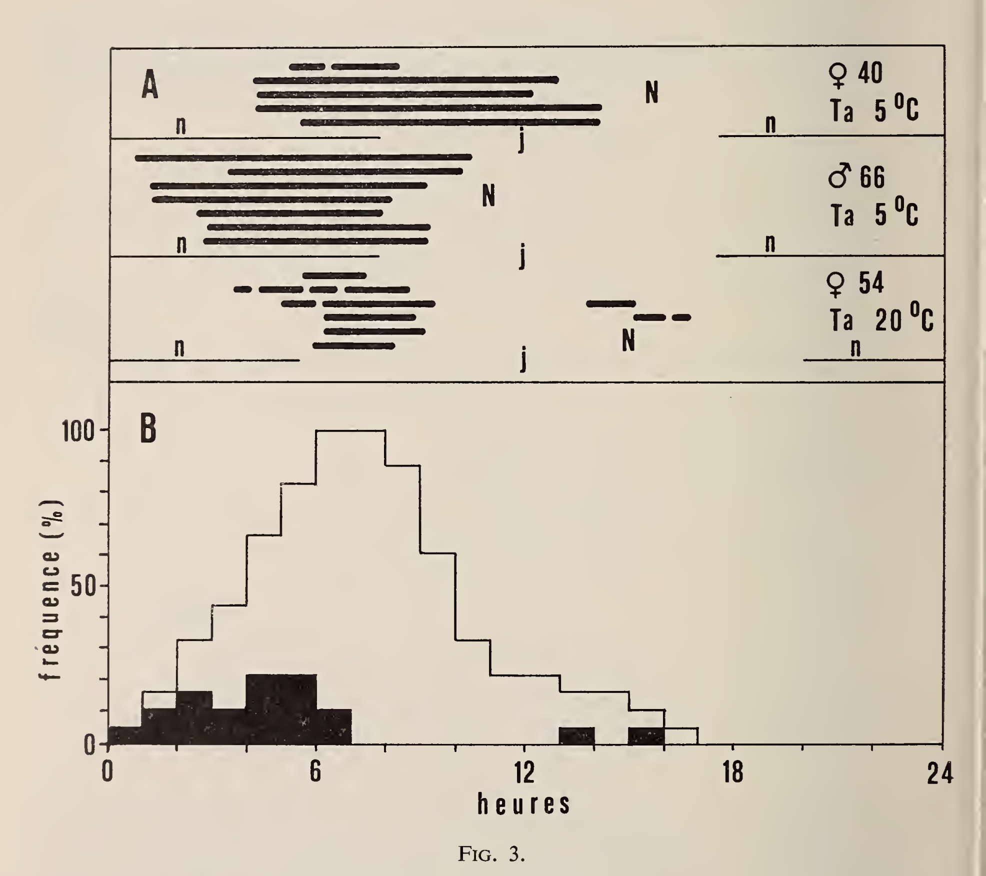


Fig. 3.

A : position des phases de torpeur spontanée dans le cycle de 24 h. *n* : nuit. *j* : jour. *N* : nourrissage.
B : répartition sur 24 h. de la fréquence des torpeurs spontanées (en blanc) et du début des phases de torpeur spontanée (en noir), en pourcent du nombre de jours d'enregistrement.

3. Torpeurs spontanées et rythme circadien

Les enregistrements obtenus chez 3 individus présentant des torpeurs spontanées (1 ♀ et 1 ♂ à 5° C, 1 ♀ à 20° C) ont été analysés dans le but d'étudier leur durée ainsi que leur position dans le cycle de 24 h. (Fig. 3A). La durée journalière totale des torpeurs est variable pour chaque individu et la valeur moyenne diffère d'un individu à l'autre.

On constate cependant que la fréquence d'animaux en torpeur atteint un maximum en début de matinée et qu'à l'exception de 2 cas (♀ 54), toutes les phases de torpeur débutent entre 01 heure et 06 heure (Fig. 3B).

L'apparition de phases de torpeur spontanée est donc un phénomène présentant un rythme circadien. A l'exception du léger dérangement provoqué par le nourrissage quotidien, le seul facteur externe à rythme circadien présent au cours des expériences était l'alternance jour-nuit, accompagnée à 5° C par de faibles fluctuations de *Ta.* On ne constate cependant aucune corrélation entre le début des phases de torpeur et la tombée de la nuit ou le lever du jour. Il est plus vraisemblable que le déclenchement des phases de torpeur dépend des rythmes physiologiques circadiens de l'individu et qu'il existe une période du cycle de 24 h. plus favorable à l'apparition de telles torpeurs, période située chez *Suncus etruscus* en fin de nuit ou au début du jour.

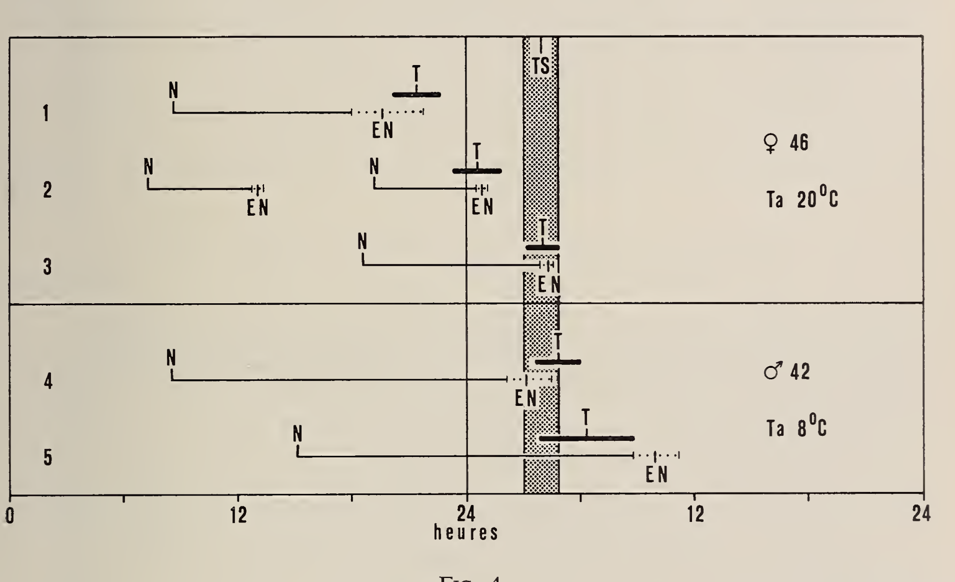


Fig. 4.

Relation entre l'épuisement de la nourriture et le début de la phase journalière de torpeur induite. *EN:* épuisement de la nourriture (moyenne et valeurs extrêmes). *N:* nourrissage. *T:* début de la phase journalière de torpeur induite (moyenne et intervalle de confiance 95%). *TS:* début de la phase journalière de torpeur spontanée (moyenne et intervalle de confiance 95%).

4. **Torpeurs induites et horaire de nourrissage**

L'application d'une diète conduit à une alternance quotidienne de périodes où la nourriture est présente et de périodes où elle est absente (épuisée). Dans le but d'étudier l'influence de ce type de nourrissage sur l'horaire des torpeurs induites, trois expériences ont été réalisées sur la base d'enregistrements de 4 à 6 jours chacun. Dans 2 cas, l'heure de nourrissage a été déplacée entre le premier et le second enregistrement, dans le troisième cas la nourriture a été répartie sur deux nourrissages au lieu d'un seul. Les autres paramètres, en particulier la quantité journalière de nourriture, ont été maintenus constants. Le moment où la nourriture était épuisée a été déterminé par contrôle visuel au cours des quelques jours suivant immédiatement une période de mesures.

TABLEAU 1.

Taux journaliers de repos, d'activité et de torpeur chez Suncus etruscus *dans diverses conditions expérimentales.*

essai	individu	âge (mois)	poids (g)	nourr. (g)*	Ta (°C)	repos (%)	activité (%)	torpeur (%)
1	42 ♂	4	2,0	3,7**	5-8	80,9	19,1	0
				(AL)		79,3	20,7	0
						79,0	21,0	0
						82,5	17,5	0
						78,6	21,4	0
2	49 ♂	6	2,5	2,2**	20	77,2	22,8	0
				(AL)		73,3	26,7	0
						71,4	28,6	0
						68,7	31,3	0
						75,3	24,7	0
						75,6	24,4	0
3	50 ♂	3	3,0	2,0**	20	70,3	29,7	0
				(AL)		75,5	24,5	0
						76,9	23,1	0
						70,8	29,2	0
4	40 ♀	4,5	2,2	2,7**	4-5	72,0	15,2	12,8
				(AL)		53,9	8,5	37,6
						56,7	10,0	33,3
						49,7	9,0	41,3
5	54 ♀	7	3,0	1,4**	20	77,0	15,3	7,7
				(AL)		68,0	13,5	18,5
						64,0	12,5	23,5
						77,3	10,3	12,4
						71,7	10,1	18,2
						76,6	14,4	9,0

essai	individu	âge (mois)	poids (g)	nourr. (g)*	Ta (°C)	repos (%)	activité (%)	torpeur (%)
6	42 ♂	5	2,0	3,2	5-7	68,9	19,5	11,6
				(D)		50,3	15,5	34,2
						78,3	21,7	0
						79,0	21,0	0
						54,9	13,4	31,7
						64,4	18,3	17,3
7	42 ♂	5	2,0	3,2	8-10	68,9	17,9	13,2
				(D)		71,8	20,1	8,1
						70,3	14,4	15,3
						61,2	13,0	25,8
						70,8	18,4	10,8
8	50 ♂	6	2,8	1,5	20	46,0	18,0	36,0
				(D)		48,2	15,7	36,1
						59,0	19,7	21,3
						68,5	22,3	9,2
9	50 ♂	3	2,9	1,2	20	56,6	23,1	20,3
				(D)		56,4	22,4	21,2
						48,9	22,7	28,4
						51,5	21,8	26,7
10	46 ♀	8	3,1	1,6	20	66,0	12,2	21,8
				(D)		63,4	12,0	24,6
						58,2	11,5	30,3
						80,3	15,3	4,4
						61,3	13,6	25,1

AL = nourriture ad libitum. D = diète.

* : en g de vers de farine par jour. ** : moyenne sur 4-6 jours.

L'analyse des enregistrements montre (Fig. 4) que le début de la phase journalière de torpeur induite *(T)* semble être pour les essais 1 à 4 très nettement lié à l'épuisement de la nourriture *(EN)*. La présence de deux nourrissages quotidiens, donc de deux périodes d'épuisement de la nourriture, ne provoque cependant pas l'apparition de plusieurs phases de torpeur (essai 2). Dans l'essai 5, on constate par contre que *T* se situe en moyenne avant *EN*. Les torpeurs apparaissent donc alors qu'il y a encore de la nourriture à disposition. Le facteur déclenchant n'est ici par conséquent pas l'épuisement de la nourriture.

Si l'on considère la position de *EN* relativement à la période où apparaissent les torpeurs spontanées *(TS)* (voir paragraphe précédent), on constate que le début des torpeurs induites coïncide sensiblement avec l'épuisement de la nourriture, lorsque celui-ci se situe avant ou coïncide avec *TS*. Lorsque par contre *EN* se situe nettement après *TS*, les torpeurs induites débutent pendant ou peu après *TS*, mais toutefois avant *EN* (essai 5). Les facteurs liés au déclenchement des torpeurs induites sont donc probablement d'une part les changements physiologiques provoqués par l'épuisement de la nourriture et d'autre part un rythme physiologique circadien assimilable à celui gouvernant les torpeurs spontanées. C'est vraisemblablement la position de *EN* dans le cycle de 24 h. (en particulier relativement à *TS*) qui détermine de quel facteur va dépendre le déclenchement des torpeurs et par conséquent à quel moment elles vont débuter.

5. **Durée de la phase de torpeur et activité journalière**

Résultats

La relation entre les durées journalières totales de l'activité, du repos et des torpeurs a été étudiée chez plusieurs individus et dans diverses conditions expérimentales (Tabl. 1). Le calcul des totaux journaliers a été basé sur la période de 00 h. à 24 h. Le choix de l'intervalle de 24 h. séparant deux nourrissages a conduit à des résultats très semblables, bien que l'heure de nourrissage fût généralement différente d'un essai à l'autre. Le seul facteur variant au cours d'un essai était, pour les animaux nourris *ad libitum*, la quantité journalière de nourriture ingérée. Ont notamment été éliminés les résultats des essais au cours desquels le poids de l'animal avait varié de plus de 5%.

On constate de façon générale (Tabl. 1) l'existence pour chaque individu d'une variabilité journalière de la durée totale de l'activité, du repos et de la torpeur. Cette variabilité pourrait être liée, chez les individus nourris *ad libitum* (essais 1 à 5) à la variation journalière de la quantité de nourriture ingérée. Dans les autres cas par contre (individus soumis à une diète), cette variabilité ne peut être attribuée qu'aux variations journalières de facteurs propres à l'individu.

Sur 7 essais où l'animal présentait des torpeurs, 4 montrent une variabilité journalière particulièrement élevée du taux de torpeur *T* (plus de 20%, essais 4, 6, 8 et 10), permettant ainsi de distinguer, malgré la variabilité du taux d'activité *A*, l'existence d'une relation entre *A* et *T* (Fig. 5).

Les points obtenus pour chaque essai semblent assez bien groupés le long d'une droite (cœfficients de corrélation −0,98, −0,96, −0,94 et −0,88 resp.). Les droites de régression pouvant être ainsi construites coupent l'axe des *x* aux points *T* = 76, 104, 109 et 115% resp.

D'autre part, pour le ♂ 42 (essai 6) et le ♂ 50 (essai 8), l'intersection de la droite de régression avec l'axe des *y* donne une valeur proche de la moyenne des taux journalier d'activité obtenus chez les mêmes individus au cours d'un essai où ils étaient nourris *ad libitum* et ne présentaient pas de torpeur (essais 1 et 3, resp., Fig. 5). La comparaison

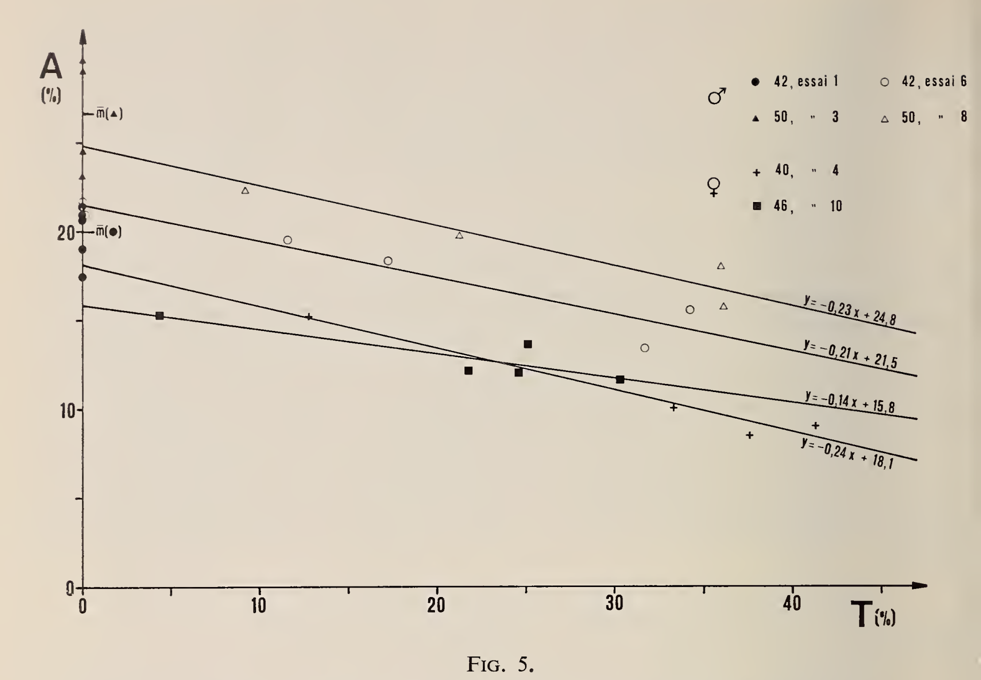


FIG. 5.

Relation entre les taux journaliers d'activité *A* et de torpeur *T* (exprimés en pourcent du temps) pour les essais 4, 6, 8 et 10.

TABLEAU 2.

Structure de l'activité et du repos pendant les périodes libres de torpeur (valeurs moyennes).

individu	42 ♂		50 ♂	
essai	1 (AL)	6 (D)	3 (AL)	8 (D)
nombre de jours	6	4	4	4
taux horaire de l'activité (%)	22,0	24,0	28,7	29,6
taux horaire du repos (%)	78,0	76,0	71,3	70,4
nombre de périodes d'activité par heure	1,4	1,3	2,5	1,8
durée des périodes d'activité (min.)	9,5	11	7	10
durée des périodes de repos (min.)	33	34	17	23

des taux horaires d'activité et de repos pendant les périodes du cycle de 24 h. libres de torpeurs a montré en outre, pour les essais 1 et 6 ainsi que 3 et 8, qu'il n'existe que très peu de différences entre les essais avec et sans torpeur, bien que dans un cas il y ait une différence dans la structure fine de l'activité et du repos (Tabl. 2).

Discussion

L'existence d'une relation entre les taux journaliers d'activité et de torpeur chez un individu maintenu dans des conditions expérimentales constantes peut être représentée par plusieurs modèles simples. Celui qui correspond le mieux aux résultats obtenus est basé sur l'hypothèse suivante: l'apparition de torpeurs ou la variation de leur durée n'entraînent pas de modifications des taux horaires d'activité et de repos pendant les périodes libres de torpeur. L'augmentation du taux journalier de torpeur se traduit donc par une diminution des taux journaliers d'activité et de repos. Cette relation peut être représentée par un faisceau de droites d'équation

$$A\,(\%) = Ao\left(1 - \frac{T}{100}\right)$$

où Ao représente le taux journalier d'activité en l'absence de torpeur (varie selon l'individu et les conditions expérimentales). Toutes les droites coupent l'axe des x au point T = 100%. Il est cependant évident que ce type de relation entre A et T ne saurait être généralisé qu'avec prudence au-delà des limites expérimentales testées, en particulier en ce qui concerne le domaine où les taux de torpeur sont très élevés (T plus grand que 50%). De plus, une telle relation ne garde sa validité que si le rythme circadien de l'activité est peu ou pas marqué, ce qui était le cas ici.

CONCLUSION

Les caractéristiques des torpeurs journalières induites, telles qu'elles ont pu être définies au cours de la présente étude, confirment les observations faites par VOGEL (1974). L'existence de telles torpeurs chez des individus de tout âge et dans une gamme étendue de températures ambiantes exciut qu'il s'agisse d'une particularité individuelle résultant par exemple d'un mauvais état physiologique. Il faut cependant noter que FONS (1975) ne relève aucun comportement correspondant à des torpeurs dans les cas où il avait omis de nourrir les animaux ou les avait même soumis à un jeûne expérimental.

La présente étude a de plus permis de montrer pour la première fois chez *Suncus etruscus* l'existence de torpeurs journalières spontanées. Il est frappant de constater qu'aucun des auteurs ayant maintenu cette espèce en captivité un certain temps (KOCH & VASSEROT, 1957; SAINT-GIRONS 1957; VOGEL 1970; GERAETS 1972; FONS 1975) ne mentionne l'existence d'un comportement pouvant être assimilé à une torpeur spontanée, bien que certains d'entre eux aient parfois noté chez certains individus l'absence d'activité pendant des périodes pouvant aller jusqu'à 12 h. (SAINT-GIRONS & FONS 1976; FONS & SICART 1976).

Les diverses observations faites lors de la capture ou peu après montrent d'autre part que la torpeur chez *Suncus etruscus* n'est pas un phénomène développé peu à peu en réponse aux conditions de captivité. GERAETS (1972) et Frey (obs. pers.) ont noté chez plusieurs individus, pendant les jours suivant la capture, des comportements

correspondant bien à des torpeurs (mouvements ralentis, perte d'équilibre, petits cris typiques), survenant de préférence en début de matinée et disparaissant après peu de temps lorsque l'animal était dérangé. La capacité d'entrer en torpeur existe donc certainement chez *Suncus etruscus* en liberté, mais seule une étude sur le terrain permettra de montrer si cette capacité est réellement utilisée et si le déclenchement des torpeurs dépend des mêmes facteurs qu'en captivité.

La torpeur chez *Suncus etruscus* est un état dont les divers paramètres semblent bien contrôlés par l'animal; celui-ci ne laisse en particulier pas sa température corporelle suivre toutes les variations de la température ambiante, mais est capable de la maintenir au-dessus d'une valeur limite située vers 10 à 15° C. Ces diverses caractéristiques contribuent à confirmer l'hypothèse avancée par VOGEL (1974), selon laquelle il s'agirait d'un phénomène évolué ne dérivant pas simplement d'une thermorégulation déficiente.

Des torpeurs ont été observées chez un représentant de la sous-famille des Soricinés, *Notiosorex crawfordi* (Lindstedt, comm. pers.), mais la plupart des observations ont été faites chez des Crocidurinés: *Suncus murinus* (obs. pers.); *Crocidura russula* (VOGEL 1974; obs. pers.); *C. suaveolens* (Hutterer, comm. pers.; obs. pers.). De plus, WAHLSTROEM (1929) décrit chez un individu de *Crocidura leucodon* un état interprétable comme torpeur. En conclusion, l'existence de torpeurs chez *Suncus etruscus* n'est pas une conséquence de sa petite taille, mais s'explique par une disposition physiologique particulière qui est propre à la sous-famille des Crocidurinés. Il est cependant possible que certaines caractéristiques de la torpeur chez cette espèce soient conditionnées par son extrême petitesse, mais l'absence de données précises sur les torpeurs des autres espèces ne permet pas encore de trancher cette question.

Les implications énergétiques de la torpeur revêtent chez *Suncus etruscus* un intérêt particulier vu sa petite taille. Sa capacité d'entrer en torpeur lui permet de réaliser une économie d'énergie efficace par réduction du métabolisme et diminution de l'activité (selon NAGEL 1977, l'énergie dépensée par *Suncus etruscus* en torpeur à 20° C ne représente que le 35% de celle qu'il dépense au repos normothermique). Ce mécanisme permet à l'animal, grâce à une induction relativement rapide, de faire face à un manque de nourriture subit. Il lui permet aussi, par son caractère journalier, une adaptation à long terme à une diminution de la nourriture disponible. Des mesures plus poussées du métabolisme énergétique de *Suncus etruscus*, en particulier au cours de la torpeur à diverses températures, permettront de répondre aux questions les plus intéressantes concernant les économies d'énergie réalisées.

RÉSUMÉ

Divers aspects de la torpeur ont été étudiés chez *Suncus etruscus* en captivité par enregistrement de la température du nid.

Les torpeurs possèdent un cycle journalier et apparaissent spontanément ou peuvent être induites par diète ou par suppression de la nourriture, dans tout le domaine de température ambiante testé (2,5° à 28° C). Au cours des torpeurs induites à 20° C, la température corporelle *Tc* est proche de la température ambiante *Ta*. A 8° C par contre, *Tc* reste nettement supérieure à *Ta*, démontrant l'existence d'un contrôle de *Tc* par l'animal. Les torpeurs spontanées présentent les mêmes caractéristiques à 5° C, elles semblent en revanche moins profondes et plus agitées à 20° C.

Les torpeurs spontanées débutent entre 01^{00} et 06^{00}, l'apparition des torpeurs induites par diète semble par contre dépendre en plus du moment où la nourriture est épuisée.

On constate l'existence d'une variabilité journalière des pourcentages de torpeur *(T)*, d'activité *(A)* et de repos *(R)*. A une augmentation de *T* correspond une réduction proportionnelle de *A*, cette relation pouvant être exprimée par $A\,(\%) = Ao\left(1-\frac{T}{100}\right)$, où *Ao* représente le pourcentage journalier d'activité en l'absence de torpeur.

La torpeur existe très vraisemblablement aussi chez *Suncus etruscus* en liberté. Elle est un phénomène relativement évolué ne dérivant pas d'une thermorégulation déficiente et apparaît aussi chez d'autres représentants de la sous-famille des Crocidurinés.

Remerciements

Nos remerciements vont avant tout à M. Genoud, avec lequel nous avons souvent eu des discussions critiques très constructives. Nous remercions également la maison Ciba-Geigy, qui a fourni les pupes de mouches indispensables à l'alimentation des animaux, ainsi que MM. Borel et Schneider, qui ont pris soin de l'élevage.

BIBLIOGRAPHIE

Bligh, J. et K. G. Johnson. 1973. Glossary of terms for thermal physiology. *J. Appl. Physiol.* 35: 941-961.

Fisher, K. C., A. R. Dawe, C. P. Lyman, E. Schoenbaum, F. E. South (édit.). 1967. Mammalian hibernation, vol. III. *Oliver & Boyd, Edinburgh.*

Fons, R. 1973. Modalités de la reproduction et développement postnatal en captivité de *Suncus etruscus* (Savi, 1822). *Mammalia* 37: 288-324.

— 1974. Méthodes de capture et d'élevage de la Pachyure étrusque, *Suncus etruscus* (Savi, 1822). *Z. f. Säugetierkde* 39: 204-210.

— 1975. Contribution à la connaissance de la musaraigne étrusque *Suncus etruscus* (Savi, 1822). *Thèse, Univ. P. et M. Curie, Paris VI.* 189 pp.

Fons, R. et R. Sicart. 1976. Contribution à la connaissance du métabolisme énergétique chez deux Crocidurinae: *Suncus etruscus* (Savi, 1822) et *Crocidura russula* (Hermann, 1780). *Mammalia* 40: 299-311.

Gebczynski, M. 1971. Oxygen consumption in starving shrews. *Acta theriol.* 16: 288-292.

Geraets, A. 1972. Aktivitätsmuster und Nahrungsbedarf bei *Suncus etruscus. Bonn. zool. Beitr.* 23: 181-196.

Henshaw, R. E. 1970. Thermoregulation in bats. Dans: Slaughter & Walton (édit.): About bats. *South. Meth. Univ. Press, Dallas.* pp. 188-232.

Hull, D. 1973. Thermoregulation in young mammals. Dans: Whittow, G. C. (édit.): Comparative physiology of thermoregulation, vol. III. *Academic Press, New York.* pp. 167-201.

Koch, B. et J. Vasserot. 1957. Observations concernant un *Suncus etruscus* capturé aux environs de Banyuls. *Vie et Milieu* 8: 486-490.

Martinsen, D. L. 1969. Energetics and activity patterns of short tailed shrews *(Blarina)* on restricted diets. *Ecology* 50: 505-510.

Morrison, P. R. et O. P. Pearson. 1946. The metabolism of a very small mammal. *Science* 104: 287-289.

Morrison, P. R., F. A. Ryser et A. R. Dawe. 1959. Studies on the physiology of the masked shrew *Sorex cinereus. Physiol. Zool.* 32: 256-271.

Nagel, A. 1977. Torpor in the European white-toothed shrews. *Experientia* 33: 1455-1456.

Saint Girons, H., A. Brosset et M. C. Saint Girons. 1969. Contribution à la connaissance du cycle annuel de la Chauve-Souris *Rhinolophus ferrumequinum* (Schreber, 1774). *Mammalia* 33: 357-470.

Saint Girons, M. C. 1957. Contribution à la connaissance de la Pachyure étrusque en captivité. *Mammalia* 21: 69-76.

Saint Girons, M. C. et R. Fons. 1976. Horaire et intensité de l'activité locomotrice spontanée chez un très petit mammifère, la Pachyure étrusque *Suncus etruscus* (Savi, 1822). *Bull. Groupe Etudes Rythmes Biol.* 8: 95-106.

Swan, H. 1974. Thermoregulation and bioenergetics. *American Elsevier Publ. Comp., New York.* 430 pp.

Vogel, P. 1970. Biologische Beobachtungen an Etruskerspitzmäusen (*Suncus etruscus* Savi, 1822). *Z. f. Säugetierkde* 35: 173-185.

— 1974. Kälteresistenz und reversible Hypothermie der Etruskerspitzmaus (*Suncus etruscus*, Soricidae, Insectivora). *Z. f. Säugetierkde* 39: 78-88.

Wahlstroem, A. 1929. Beiträge zur Biologie von *Crocidura leucodon* (Herm.). *Z. f. Säugetierkde* 4: 157-185.

Adresse des auteurs :

Institut de Zoologie et d'Ecologie animale
de l'Université de Lausanne
Place du Tunnel, 19
CH - 1005 Lausanne
